Die Perzeption der Lichtrichtung im Laubblatte mit Hilfe der Randtüpfel, Randspalten und der windschiefen Radialwände

von

Karl Gaulhofer,

Assistent am k. k. botanischen Institute der Universität Graz.

Aus dem botanischen Institute der Universität Graz.

(Mit 6 Doppeltafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 2. April 1908.)

Nach den Untersuchungen Haberlandt's[1] kennen wir zwei Haupttypen von Lichtsinnesorganen; den der glatten und den der papillösen Epidermis.

Bei der letzteren ist entweder die Außenwand der Epidermiszellen in ihrer Gesamtheit vorgewölbt oder sie trägt in ihrer Mitte eine linsenförmige Verdickung. In beiden Fällen wirkt sie lichtsammelnd und erzeugt auf den Innenwänden ein helles Mittelfeld, das sich dem wechselnden Lichteinfall folgend gesetzmäßig verschiebt.

Die gleiche Wirkung, aber in viel geringerer Intensität erzielt die glatte Epidermis durch vorgewölbte Innenwände. Als physikalisches Prinzip kommt hier nicht die Brechung in Betracht, sondern die Tatsache, daß auf eine schräg beleuchtete Fläche eine kleinere Lichtmenge fällt als auf eine der senkrechten Bestrahlung ausgesetzte von gleicher Größe.

---

[1] Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt. Ber. der deutschen bot. Gesellsch. Bd. XXII, 1904, Februarheft. — Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipz g, W. Engelmann, 1905.

Nun hatte es nach Haberlandt's Untersuchungen ganz den Anschein, als ob die optischen Einrichtungen der Lichtsinnesorgane auf die erwähnten zwei Typen beschränkt wären, daß also im ganzen Organismenreiche die Lichtperzeptionsorgane nach dem gleichen physikalischen Grundschema gebaut wären. Als dann von Seefried, Sperlich [1] u. a. eine größere Anzahl einheimischer und Tropenpflanzen auf Lichtsinnesorgane hin untersucht wurden, konnte man in dieser Meinung nur bestärkt werden. Trotz der großen Mannigfaltigkeit des Baues kann man jede untersuchte Pflanze zu einem der Haberlandt'schen Typen stellen.

Nun blieb aber eine Reihe von Pflanzen mit transversalheliotropischen Blättern übrig, deren Epidermen sowohl ebene Außen- als auch ebene Innenwände besitzen, so daß man sich über die Art der Lichtperzeption in solchen Blättern keine Vorstellung bilden konnte.

Ich habe eine Anzahl derartiger Pflanzen untersucht und es gelang mir, auch in diesen streng tafelförmigen Zellen Einrichtungen nachzuweisen, die gesetzmäßige Beleuchtungsunterschiede hervorrufen und daher nach Haberlandt's Theorie die Wahrnehmung der Lichtrichtung ermöglichen.

Haberlandt [2] hat darauf aufmerksam gemacht, daß bei vollkommen tafelförmiger Gestalt der Zellen eine Helligkeitsdifferenz bei schräger Beleuchtung zwar durch den Schatten entsteht, den die Radialwände auf die Innenwände werfen, daß sie aber infolge der großen Durchsichtigkeit der Wände kaum von wahrnehmbarer Größe sein kann. Nun absorbieren die Wände das Licht allerdings sehr wenig, aber sie brechen es stark, meist bedeutend stärker als der Zellsaft. Alles Licht also, das, in die Zellwand eingedrungen, an ihre Grenze mit dem Zellsaft gelangt, wird nur bis zu einem ganz bestimmten Einfallswinkel, dem Grenzwinkel, durchgelassen. Schräger einfallende Strahlen werden total reflektiert.

---

[1] Sperlich, Die optischen Verhältnisse in der oberseitigen Blattepidermis tropischer Gelenkpflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXVI, Abt. I, April 1907. — Seefried, Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einheimischer Schattenpflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXVI, Abt. I, Juli 1907.

[2] Lichtsinnesorgane der Laubblätter, p. 40 bis 41.

Da die Gestalt der Radialwände die Reflexion sehr begünstigt, entsteht also auf der Innenwand neben der gleich einem Spiegel wirkenden Radialwand eine dunkle Zone. In vollkommener gebauten Epidermen werden die Radialwände in dieser Funktion durch Randtüpfel unterstützt oder ersetzt, die bei vielen derben Blättern mit ebenen Epidermisaußenwänden auftreten. Eine noch höhere Vollkommenheit wird durch die »Randspalten« erreicht. Diese drei Typen sind nun nicht nach dem Prinzip der Strahlenbrechung und -sammlung, sondern nach dem der totalen Reflexion konstruiert, wie im folgenden ausgeführt werden soll. Der endliche Erfolg ist aber ganz derselbe. Die Randtüpfel und Randspalten, denen die physiologische Anatomie bisher keine plausible Funktion zuzuweisen vermochte, betrachte ich also bei den von mir untersuchten Blättern als im Dienste der Lichtperzeption stehende Einrichtungen.

Die untersuchten Pflanzen sind zum größten Teile Herbarexemplare aus dem Herbarium Monacense;[1] für ihre liebenswürdige Überlassung sage ich Herrn Professor Radlkofer auch an dieser Stelle meinen besten Dank. Was an lebenden Pflanzen untersucht wurde, stammt aus dem Gewächshause des Grazer botanischen Gartens.

I. Blätter mit Randtüpfeln.

Banisteria splendens Dec.

1. *Ban. splendens* gehört zu den Malpighieen. Sie besitzt derbledrige, glatte Blätter, die sich sehr vollkommen in die fixe Lichtlage einstellen, indem der kurze, dicke Blattstiel kräftige Krümmungen und Drehungen ausführt.

Die Epidermiszellen haben im allgemeinen die Gestalt flach tafelförmiger Prismen. In der Oberflächenansicht Taf. I, Fig. 3, zeigen sich die Seitenwände nur ganz schwach gewellt. Die polygonalen Zellen sind oft etwas in die Länge gezogen

---

[1] Im Texte durch ein H. M. kenntlich gemacht.

(Länge = 26 bis 42 μ, Breite 16 bis 28 μ, Höhe 18 bis 24 μ). Die Außenwand ist 7 bis 9 μ dick, also etwa ein Drittel der Zellhöhe. Ihre Außenfläche ist eben oder in geringem Maße konvex. Gegen das Zellumen ist die Wandbegrenzung im allgemeinen konkav (Taf. I, Fig. 1, 2). Bei nicht ganz hoher Einstellung fallen auf Flächenschnitten sofort die schon mehrmals beschriebenen Randtüpfel auf (Fig. 3, Taf. I). Sie verlaufen in allen Buchten der schwach gewellten Radialwände schräg nach außen und oben. Bald sind es feine trichterförmige Kanäle, die die Außenwand zu etwa zwei Dritteln durchsetzen, bald kurze Spalten, ja in manchen Zellen begleitet ein solcher Randspalt eine ganze Seitenwand (10 bis 20 μ lang). Die Tüpfel sind ziemlich regelmäßig am Umfange der Epidermiszellen angeordnet. Näheren Aufschluß über ihre Form geben Querschnitte durch das Blatt (Taf. I, Fig. 1, 2). Diese zeigen vor allem, daß die Tüpfel immer unter etwa 60° schräg nach oben und außen verlaufen. Sie verjüngen sich ihrem Ende zu. Ihre Mündung ins Lumen ist etwa 3 bis 6 μ breit, die Länge beträgt 6 μ. An die innere Begrenzung der Epidermisaußenwand und an die Radialwände schließen sie nicht kantig an, sondern gehen mit einer kräftigen Rundung in dieselben über. Ebenso treten auch zwischen benachbarten Zellen konvexe Wandstücke auf, wie man aus Schnitten, die nahe einer Seitenwand parallel zu dieser geführt wurden, ersieht (Fig. 2, Taf. I). Die Tüpfel benachbarter Zellen alternieren.

In manchen Zellen treten eigenartige cystolithenartige Verdickungen der Außenwand auf, die meines Wissens noch nicht beschrieben worden sind. In der Oberflächenansicht Fig. 4, Taf. I, fallen sie als scharf begrenzte, kreisrunde bis elliptische oder unregelmäßige Körper auf, die infolge ihres starken Lichtbrechungsvermögens hell aufleuchten. Ihr längerer Durchmesser beträgt 5 bis 20 μ, der kürzere 5 bis 16 μ. Meist liegen sie exzentrisch, sehr selten in der Mitte der Zellwände. Oft schließen die Verdickungen beiderseits an die Radialwände an und erzeugen so mannigfach geformte Doppelbildungen. Stellenweise lassen sie eine feine zentrische Schichtung erkennen.

Am Querschnitte Fig. 5, 6, Taf. I, fällt vor allem ihre beträchtliche Größe auf. In einer 19 μ hohen Zelle z. B. betrug

die Dicke der Außenwand samt Verdickung 16 μ, in einer 20 μ hohen 14 μ.

Die Ähnlichkeit mit Cystolithen tritt besonders dann hervor, wenn man einen schmäleren Teil, den Stiel, und einen beerenartig in das Lumen ragenden Körper unterscheiden kann (Taf. I, Fig. 6.) Häufig kommt es aber nur zu einer mehr minder konvexen Vorwölbung ohne Stielteil. Schichtung läßt sich auch am Querschnitte recht gut beobachten; mit besonderer Deutlichkeit tritt aber immer eine ziemlich breite äußerste Lamelle hervor, die sich in die stark lichtbrechende Innenlamelle der Epidermiszellen fortsetzt.

Nach Zusatz von Chlorzinkjod unterscheidet man an der Außenwand eine derbe Cuticula, die breite Cuticularschicht und die ebenso wie die Wandverdickungen farblos bleibenden Innenlamellen. Die Schichtung der Verdickungen wird etwas deutlicher. Die Untersuchung in konzentrierter Schwefelsäure mit 20 bis 30prozentiger Chromsäure ergab, daß die Wandverdickungen sowohl als die Innenlamellen verkieselt sind. Die übrigbleibenden Kieselkörper zeigten recht mannigfaltige Formen, von denen einige in den Fig. 7*a*, *b*, *c*, *d*, Taf. I, wiedergegeben sind. Die äußerste Schicht der Kieselpfropfen erscheint immer besonders differenziert.

Die Seitenwände sind in ihrer unteren Hälfte 1 bis 1·5 μ dick, verdicken sich nach oben bedeutend und gehen ohne scharfe Grenze in die Außenwände über. Die schwache Wellung, an der auch die zarten Teile einigermaßen mitbeteiligt sind, wurde schon früher erwähnt. Die Wände sind kutinisiert und in ihren äußersten Schichten, manchmal in ihrer Gänze, verkieselt.

Die Innenwände endlich sind immer dünn (1 bis 2 μ) und eben. Mitunter zeigen sie allerdings eine unbedeutende Vorwölbung gegen die Palisaden. Unter 50 Zellen sind aber höchstens vier mit einigermaßen deutlich gewölbter Wand.

Erwähnt muß schließlich noch werden, daß die Kiesellamelle auch die Randtüpfel- und spalten auskleidet.

Der Zellsaft ist hell, durchsichtig und beiläufig vom selben Brechungsvermögen wie das Wasser.

Die Blattunterseite ist dicht seidig behaart. Die Epidermisaußenwände sind dünn und ohne Randtüpfel.

2. Wie kommt nun bei *B. splendens* die Perzeption der Lichtrichtung zustande?

Die Form der Innenwände vermag Helligkeitsunterschiede nicht herbeizuführen, da sie ja zum größten Teile eben, zum anderen aber zu schwach vorgewölbt sind.

Jene Außenwände, die keine Kieselwülste aufweisen, sind zur Lichtkonzentration nicht geeignet; sie müssen sogar lichtzerstreuend wirken. Von den bekannten Linsenbildern ist daher beim optischen Versuche nichts zu merken. Aber auch die Zellen mit Kieselbildungen geben keine wirksamen Bilder. Erstens liegen die Verdickungen, wie schon erwähnt, fast nie in der Mitte der Zellen. Zweitens sind sie im Verhältnis zum Zellumen so groß, daß ihr Brennpunkt tief im Assimilationsgewebe liegt. Auf den Innenwänden ist kaum ein Helligkeitsunterschied zu merken. Wo aber dennoch, etwa durch besonders kleine Linsen, ein charakteristisches Linsenbild zustande kommt, kann es infolge seiner exzentrischen Lage zur Lichtperzeption nichts beitragen. Die Kieselpfropfen, mit denen übrigens höchstens 9% aller Epidermiszellen versehen sind, können daher für die Perzeption nicht in Betracht kommen.

Es erscheint hier also keine der durch Haberlandt beschriebenen dioptrischen Einrichtungen verwirklicht, die Perzeption erfolgt vielmehr in eigenartiger Weise mit Hilfe der Randtüpfel.

Stellt man beim Haberlandt'schen Versuch bei senkrecht einfallendem Lichte genau auf die Innenwände der Epidermiszellen ein, so sieht man den ganzen Umfang der Zellen nahe den Radialwänden mit dunklen Flecken in geringen Abständen besetzt (Taf. I, Fig. 8). Ihr von der Zelle aus radialer Durchmesser beträgt 4 bis 7 μ, der tangentiale 5 bis 8 μ. Mitunter treten bis zu 20 μ lange dunkle Bänder auf. Zwischen ihnen beobachtet man 3 bis 5 μ breite helle Zwischenräume. Die übrige Wand ist gleichmäßig hell. Durch Drehen an der Mikrometerschraube kann man sich überzeugen, daß die dunklen Flecke genau über den Randtüpfeln auftreten. Jedem

Randtüpfel entspricht ein ähnlich geformter, sehr dunkler Fleck auf der Innenwand; über den Randspalten treten also die Bänder auf.

Verschiebt man nun den Spiegel, so verschieben sich auch die Flecke. Die auf der Einfallseite des Lichtes liegenden rücken immer breiter gegen die Wandmitte vor (Radialdurchmesser 8 bis 12 μ), verschmelzen teilweise miteinander zu einer sehr dunklen Zone, die von der Seitenwand kaum merklich abrückt; die auf der anderen Seite gelegenen Flecke werden dagegen immer kleiner und heller und verschwinden endlich ganz (Taf. I, Fig. 9).

Es treten also auch hier vollkommen gesetzmäßig wechselnde Intensitätsunterschiede auf, und zwar in derselben Verteilung wie bei den bisnun bekannten Perzeptionseinrichtungen. Bei senkrechtem Lichteinfalle bilden die Flecke eine dunkle Randzone, das Mittelfeld bleibt hell, bei schrägem Lichte wird die dunkle Randzone auf der Lichteinfallseite breiter, auf der gegenüberliegenden schmäler, so daß also auch hier das helle Mittelfeld gegen die dem Licht abgekehrte Wand rückt. Die gleichen Bilder erhält man, wenn man die Schnitte in Wasser auf dem Objektträger untersucht.

3. Die physikalische Erklärung dieser auffallenden Erscheinung ist in den Konstruktionen Fig. 40, 41, Taf. IV, und Fig. 42, Taf. V, enthalten.

Eine Epidermiszelle mit einem gut getroffenen Randtüpfel wurde bei homogener Immersion möglichst genau gezeichnet, dann unter strenger Beibehaltung der richtigen Verhältnisse vergrößert und schematisiert. Die Vergrößerung beträgt etwa 6500. Es wurde in den Zeichnungen nur die Radialwand mit den anschließenden Wandstücken und einem Randtüpfel *r* wiedergegeben. Die Konstruktion des Strahlenganges am Tüpfel wurde mit Hilfe der Zweikreisemethode [1] genau durchgeführt. Als Brechungsexponenten des Zellsaftes habe ich dabei den des Wassers $^4/_3$ gewählt. Für die Zellwand nahm

[1] Lommel, Experimentalphysik, Leipzig 1904, p. 460.

ich $^3/_2$ an. Dieser Exponent ist wohl etwas zu niedrig gegriffen, da Schiller[1] als kleinste Exponenten 1·53 und 1·522 für Fasern von *Agave americana* gefunden hat. Bei *Banisteria splendens* ist aber, wie schon beschrieben, die Innenlamelle der Außenwand verkieselt. Ich habe der Einfachheit halber die Wände als optisch durchwegs gleichartige Körper mit dem sicher etwas zu niedrigen Brechungsexponenten des Glases $^3/_2$ aufgefaßt. Für den Strahlengang aus der Zellwand in den Zellsaft ergibt sich also, daß $n = {}^8/_9$.

In Konstruktion Fig. 40, Taf. IV, wird der Strahlengang am Randtüpfel *r* bei senkrechtem Lichteinfalle dargestellt. Wären keine Randtüpfel vorhanden, so würden die Außenwände als Zerstreuungslinsen wirken, da ihre Innengrenze einen viel kleineren Krümmungsradius aufweist als die Außenfläche. Die Strahlen 2, 6, 7 werden nur durch die konvexe Außenwand zerstreut.

Jene Strahlen nun, die auf die Tüpfelwände treffen, werden zum Teil total reflektiert und dringen gar nicht in das Zellumen ein. In der Konstruktion wurden die total reflektierten Strahlen durch volle Linien besonders hervorgehoben. Das Wandstück *v, s, t,* wirkt also gleich einem Spiegel. Der Strahl 4 fällt gerade unter dem Grenzwinkel auf, tritt also in der Tangente in das Lumen. Die Strahlen 4 bis 6 werden durch das konvexe Wandstück *t z* gesammelt und von der Seitenwand abgelenkt. 5 erreicht die Innenwand am nächsten der Seitenwand bei *b*. Von *b* bis *a* trifft nun kein einziger Strahl die Innenwand. Das Wandstück *c a* ist durch die Strahlen zwischen 1 und 3 schwach beleuchtet. Vereinzelte Strahlen, z. B. 1 werden an den Wänden der Nachbarzelle total reflektiert und dringen durch die Seitenwand ein. Ein besonderer Lichteffekt kommt diesen verirrten Strahlen nicht zu.

Aus der Konstruktion ergibt sich also folgende Verteilung der Beleuchtungsintensitäten auf der Innenwand. Zunächst den Seitenwänden tritt eine sehr schmale, beleuchtete Zone *c a* auf, dann folgt eine 33 *mm* breite, dunkle Zone *a b*, was in natürlicher

[1] J. Schiller, Optische Untersuchungen von Bastfasern und Holzelementen. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXV, 1906, p. 1623 bis 1659.

Größe einer 5 μ breiten Zone entspricht,[1] die übrige Innenwand ist hell beleuchtet.

Eigentlich hätte ich den Strahlengang räumlich mit Hilfe der darstellenden Geometrie konstruieren müssen, nahm aber wegen der unverhältnismäßigen Schwierigkeit davon Abstand. Konstruktion 40 hat daher vorerst nur für den dargestellten speziellen Tüpfelschnitt Geltung. Jeder beliebige, mit dem dargestellten parallele Schnitt durch einen Tüpfel wird aber im wesentlichen dieselbe Form haben. Ist *r* eine Spalte, so gilt die Konstruktion ohne weiteres für jeden solchen Schnitt. Unter der Spalte muß also ein dunkles Band von der Breite *a b* auftreten. Ist *r* aber ein sich verjüngender Tüpfel, so werden sich die Parallelschnitte nur durch das abgerundete Ende und geringere Größe unterscheiden. Dementsprechend wird auch die dunkle Zone kürzer ausfallen; die Gesamtheit all dieser Schnitte, das ist eben der ganze Tüpfelkanal, erzeugt also einen runden, dunklen Fleck auf der Innenwand mit dem größten Radialdurchmesser *a b*.

Da die Wandstücke zwischen den einzelnen Tüpfeln konvex sind, müssen sie Licht sammeln und hellere Stellen zwischen den dunklen Flecken erzeugen.

Auch das helle Aufleuchten der Radialwände kann man sich aus der Konstruktion erklären. Eine Reihe von Strahlen (in der Figur dicker) wird am Wandstücke *u s* total reflektiert, ebenso aber an dem dünnen Teile der Radialwand, in der sie eine Strecke weit geradezu eingefangen werden, so daß sie erst an ihrem unteren Ende austreten können; daher das Leuchten.

In der zweiten Konstruktion Fig. 41, Taf. IV, fällt das Licht unter 45° von links ein. Obwohl die Fläche an der nunmehr total reflektiert wird, nicht größer als in Konstruktion 40 ist, fällt die dunkle Zone *a b* bedeutend größer aus, da die durchgelassenen Strahlen einen viel weiteren Weg bis zur Innenwand zurücklegen müssen und sie daher in starker Divergenz treffen. Die Grenzstrahlen 7 und 4 sind nunmehr um 80 *mm* voneinander entfernt (nat. Größe 12 μ). Auch *c a* ist

[1] Genaue Messungen ergaben eine Länge der Zone von 4 bis 7 μ. Die Übereinstimmung mit der Konstruktion ist also groß.

etwas länger geworden. Die Strahlen zwischen 1 und 2 dringen nach Brechung oder totaler Reflexion aus der Nachbarzelle herüber, beeinträchtigen aber infolge ihrer starken Zerstreuung die Dunkelheit des Feldes nicht. Alles von der räumlichen Anwendbarkeit der planimetrischen Konstruktion bei Erklärung der Fig. 40 Gesagte gilt auch hier. Konstruktion 41 verlangt also, daß die dunkle Zone an der Lichteinfallseite bis zu 12 μ groß wird und etwas von der Radialwand abrückt. Das entspricht sehr genau dem Tatbestande, da die dunklen Flecke wirklich etwas von der Wand abrücken und 8 bis 12 μ breit werden.

In Konstrukton Fig. 42, Taf. V endlich wird der Tüpfel unter 45° von rechts her belichtet. Totale Reflexion tritt jetzt nicht mehr auf. Alle Strahlen erreichen nach verschiedenen Brechungen die Innenwände. Die Strahlen 1 bis 2 dringen in die Nachbarzelle ein und tragen zur stärkeren Beleuchtung der hellen Zwischenzonen bei, da ja die Tüpfel alternieren. Daher erscheint das Bild wohl auch bei schräger Beleuchtung kontrastreicher.

Für die schräge Beleuchtung ergibt sich also aus den Konstruktionen 41 und 42 folgendes: Wenn ein linksschiefer Tüpfel von links, beziehungsweise ein rechtsschiefer von rechts her beleuchtet wird, so wird sein dunkler Fleck auf der Innenwand verbreitert; wird aber ein linksschiefer Tüpfel von rechts, beziehungsweise ein rechtsschiefer von links getroffen, so tritt nur Brechung der Strahlen auf. Der dunkle unbeleuchtete Fleck verschwindet. Für das Zustandekommen gesetzmäßiger Verschiebungen ist es nun außerordentlich wichtig, daß die Tüpfel und Spalten immer schräg nach außen und oben gerichtet sind. Bei jedem beliebigen schrägen Lichteinfalle müssen also die dem Lichte zugekehrten Tüpfel breitere Flecke als bei senkrechtem Lichte erzeugen, während die Reflexionen an den abgekehrten bei immer schräger werdendem Lichte allmählich verschwinden.

Durch den anatomischen Bau und die totale Reflexion an den Tüpfelwänden lassen sich also die unbeleuchteten Flecke und ihre gesetzmäßige Verschiebung in ausreichender Weise erklären.

Da die Totalreflexion durch ein anderes Außenmedium als Luft nicht wesentlich geändert wird, lassen sich die beschrie-

benen Erscheinungen auch in Wasser auf dem Objektträger beobachten.

Hyperbaena domingensis Benth. (H. M.).

Diese Menispermacee besitzt flache Blattspreiten, die an ziemlich langen Stielen sitzen. Diese tragen oben ein Gelenk. Wir haben es also aller Wahrscheinlichkeit nach mit einem transversalheliotropischen Blatte zu tun. Die obere Epidermis besteht aus platten, tafelförmigen Zellen, die 34 bis 50 μ lang, 26 bis 30 μ breit und etwa 32 μ hoch sind. Die vollkommen ebenen Außenwände sind etwa 10 μ dick und lassen eine Cuticular- und eine Celluloseschichte unterscheiden, beide von hohem Lichtbrechungsvermögen. Die ebenfalls plane Innenwand ist 1 bis 1·5 μ dick. Die unten 1 μ dicken Radialwände tragen 3 bis 5 μ starke Cuticularleisten. Sie zeigen sich in der Oberflächenansicht gewellt, und zwar ist die äußere Ansatzlinie stärker gewellt als die innere. Dadurch wird die Radialwand abwechselnd rechtsschief und linksschief. In den Wellenbuchten treten Randtüpfel auf, einfache Kanäle von der in Fig. 10, Taf. I dargestellten Form. Meist sind sie 4 bis 6 μ lang und münden 2 μ breit ins Lumen. Ihr Ende ist etwas abgerundet. Der Durchschnitt ist nahezu kreisrund, wie man an Oberflächenschnitten bei etwas tieferer Einstellung leicht sieht.

Das physikalische Experiment zeigt die hohe Leistungsfähigkeit dieser Tüpfel. Bei senkrechtem Lichte beobachtet man in Abständen von 2 bis 4 μ 4 μ breite und 5 μ lange Flecke mit auffallend scharfen, geradlinigen Seitengrenzen (Fig. 11, Taf. I). Bei schrägem Lichte werden sie 8 bis 10 μ lang, auf der Gegenseite verschwinden sie völlig (Fig. 12, Taf. I).

Alles über die physikalische Begründung bei *Banisteria splendens* Gesagte hat natürlich auch hier volle Gültigkeit.

Die untere Epidermis hat im wesentlichen denselben Bau wie die obere. Nur sind alle Dimensionen geringer. Es bleiben daher auch hier infolge Totalreflexion an den Tüpfelwänden Stellen der Innenwände unbeleuchtet. Die Tüpfel sind aber doch unvollkommener gebaut, da die Flecke weit heller er-

scheinen und manchmal sogar einer Wand oder einer ganzen Zelle fehlen.

Pycnarrhena pleniflora Miers. (H. M.).

Auch *P. pleniflora* hat eine flache Blattspreite an langem Stiele, der ein nahezu kugeliges Gelenk trägt.

Die geräumigen Epidermiszellen (30 bis 46 μ lang, 18 bis 30 μ breit, 18 μ hoch) besitzen vollkommen ebene Außen- (6 μ) und Innenwände (1 bis 1·5 μ). Die Radialwände sind bei hoher Einstellung in scharfe, kurze Wellen gelegt, so daß die Randtüpfel nahe aneinander zu liegen kommen. An die Innenwände setzen sie in sanfteren Wellen an. Als Erfolg ergibt sich wieder die abwechselnd schiefe Stellung der Radialwände.

Die Randtüpfel sind 6 bis 7 μ lang und 3 bis 5 μ breit, am Ende stark abgerundet, also von etwa glockenartiger Form (Fig. 13, Taf. I).

Bei senkrechtem Einfalle wird daher die Reflexion hauptsächlich an den in der Fig. 13 nicht sichtbaren vorderen und hinteren Tüpfelwänden erfolgen müssen, die viel steiler sind.

Bei schrägem Lichte werden die Strahlen aber auch ausgiebig von der oberen und unteren Tüpfelwand reflektiert. Außerdem wirken die Radialwände infolge ihrer gleichsinnigen Neigung reflektierend und tragen so zur Erzeugung der dunklen Zonen bei.

Der optische Versuch gelingt sehr gut. Besonders bei schrägem Lichte entstehen breite, dunkle Streifen.

Auch die Blattunterseite hat Randtüpfel, aber von geringer Wirksamkeit. Nur bei sehr schrägem Lichte beobachtet man schmale, dunkle Streifen in der Nähe der Radialwände.

Matayba arborescens Radlk. (H. M.).

Die flachen, derben Blätter sind ziemlich groß; ein besonderes Gelenk ist nicht ausgebildet.

Die durchschnittlich 18 μ hohen Epidermiszellen besitzen 4 bis 6 μ dicke Außenwände, die vollkommen eben sind und sich durch auffallend starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnen. Auch die Innenwände sind vollkommen eben. Die

Radialwände zeigen wieder die charakteristische Wellung, sind aber nicht besonders schräg orientiert.

Die optische Wirkung ist also wohl auf die Tüpfelkanäle beschränkt, die ziemlich weit sind (Mündung 3 μ) und sich gegen das runde Ende etwas verjüngen (2 μ). Meist sind sie etwa 3·5 bis 4 μ lang und gehen unter 40° von der Zelle nach außen und oben.

Die Cuticularleisten sind unterhalb des Tüpfelanschlusses stark konvex, wodurch infolge von Strahlensammlung in der Nähe der Seitenwände schmale, helle Streifen entstehen.

Die Tüpfel erzeugen große runde Flecke in geringen seitlichen Abständen.

Die Epidermis der Blattunterseite hat sehr niedrige (10 μ) Zellen mit dünnen Außenwänden (2 μ) und kurzen, sehr schrägen Tüpfeln; vereinzelt findet man sogar kurze Spalten. Nur in wenigen Zellen treten beim optischen Versuche charakteristische Bilder auf.

Chytranthus Prieureanus Radlk. (H. M.).

Die 24 μ hohen Epidermiszellen besitzen vollkommen ebene Außen- und stark vorgewölbte Innenwände. Die Radialwände sind gewellt.

Tüpfel treten hier sowohl in den Buchten als an den Wellenbergen auf. Sie sind ziemlich lang, schmal und sehr wirksam. Bei schräger Beleuchtung senden sie lange, schmale, scharf begrenzte Streifen gegen die Zellmitte. Die besondere Länge ist zum Teil auf die vorgewölbten Innenwände zurückzuführen. Da die Tüpfel in sehr kurzen seitlichen Abständen angeordnet sind, treten nur schmale, helle Zonen auf, die aber infolge des stark konvexen seitlichen Anschlusses der Randtüpfel kräftig beleuchtet sind.

Aporrhiza paniculata Radlk. (H. M.).

In den Epidermiszellen dieser Sapindacee haben wir eine sehr vollkommen wirkende Bauvariation des ersten Typus vor uns.

Die Zellen sind durchschnittlich 22 μ hoch, von der Fläche gesehen rundlich bis polygonal (18 bis 22 μ breit, 30 bis 36 μ

lang). Die Innenwände sind eben. Die nur 3 bis 4 μ dicken Außenwände sind ebenfalls nahezu flach. Die Seitenwände sind infolge der schon mehrmals erwähnten Wellung abwechselnd schief (Fig. 14, Taf. I).

Die Randtüpfel sind etwa 4 μ weit und ebenso lang. Ihr Ende ist rund, der ganze Tüpfel also glockenförmig. Ein Schnitt in der Nähe einer Radialwand, parallel zu dieser geführt, gibt ein Bild wie Fig. 15, Taf. I. Die Wandstücke zwischen den Tüpfeln sind sehr konvex, müssen also ebensogut strahlensammelnd als an den steilen Seitenflächen total reflektierend wirken. Durch die obere Tüpfelwand, die in Fig. 15 nahezu eben aussieht, wird besonders bei senkrechtem Einfalle ziemlich viel Licht eindringen können. Die Außen- und Radialwände schimmern infolge der Einlagerung einer stark lichtbrechenden Substanz hell auf. Stellenweise finden sich auch exzentrisch gelegene Pfropfen, wie sie bei *Banisteria* beschrieben wurden. Sie kommen hier aus den gleichen Gründen nicht für die Lichtperzeption in Betracht.

Die Bilder, die man beim optischen Versuche erhält, entsprechen sehr genau den Erwartungen auf Grund der anatomischen Untersuchung.

Bei senkrechtem Lichte finden wir große, charakteristisch begrenzte, dunkle Flecke rings an den Radialwänden (Fig. 16 *a*, Taf. II). Sie lassen deutlich eine etwas hellere Mitte und einen sehr dunklen Rand unterscheiden; an diesen schließt ringsherum eine schmale, helle Zone an, die ihre Entstehung den konvexen Zwischenstücken Fig. 15, Taf. I, verdankt.

Bei schrägem Licht ergibt sich vor allem die bekannte Verschiebung. Die dunklen, langen Flecke sind jetzt aber gleichmäßig dunkel und zeigen nur einen allmählichen Übergang in das helle Mittelfeld (Fig. 16 *b*, Taf. II). Es erfolgt nunmehr auch durch die obere Tüpfelwand Reflexion, während früher nur deren Seitenwände daran beteiligt waren. Natürlich wirken auch die schrägen Wände im gleichen Sinne reflektierend. Die hellen Zwischenstreifen sind sehr schmal geworden, so daß man ganz den Eindruck einer einheitlich dunklen Randzone erhält. Die Verschiebung ist sehr ausgiebig, indem die dunkle Zone oft die halbe Zellwand bedeckt.

An der Blattunterseite kommen selten ordentliche Reflexionserscheinungen zustande, obwohl auch dort Randtüpfel ausgebildet sind. Sie sind in den kleinen, unregelmäßigen Zellen eben nicht so gut gebaut als an der Oberseite; auch ist wohl das Lichtbrechungsvermögen der Wände geringer.

Anamospermum japurense Eichl. ♀ (H. M.).

Auch hier haben wir es mit flach tafelförmigen, großen Epidermiszellen zu tun (36 bis 44 μ breit, 16 bis 20 μ lang, 22 μ hoch). Sehr auffallend ist wieder die abwechselnde Schiefstellung der Radialwände (Fig. 17, 18, Taf. II).

Die Tüpfel stellen nahezu gleichweite (3 bis 4 μ) zylindrische Gänge vor, die 3 bis 6 μ lang werden und am Ende gerade abgeschnitten sind. Sie verlaufen sehr schräg nach außen (Fig. 17, Taf. II). Ihre seitlichen Begrenzungen sind steil, wie ein Schnitt parallel einer Radialwand zeigt (Fig. 18, Taf. II).

Bei senkrechtem Lichteinfalle ist lie Wirksamkeit der Randtüpfel gering. Man sieht nur vereinzelte schmale, dunkle Striche (Fig. 19 *a*, Taf. II). Das ist ganz erklärlich, da ja durch die obere Tüpfelwand alles Licht eindringen kann; nur an den steilen Seitenwänden der Tüpfel wird es zurückgeworfen.

Bei schrägem Lichte treten ganz typische, dunkle Flecke von etwas kipfelförmiger Gestalt auf (Fig. 19 *b*, Taf. II). Nunmehr wird eben viel Licht an der oberen Tüpfelwand und der unteren Grenze der schrägen Radialwand reflektiert.

Manchmal ist die Außenwand eben noch kenntlich als konvexe Linse ausgebildet; merkliche Strahlensammlung kommt dadurch nicht zustande.

Auch an der unteren Epidermis sind Tüpfel von ähnlicher Form ausgebildet; Wirkung kommt ihnen nicht zu. Auch bei sehr großem Einfallswinkel treten nur ganz schmale, dunkle Striche auf.

Cocculus laurifolius D. C.

Schließlich will ich noch die Beschreibung der Epidermis dieser Menispermacee anfügen, die eine hübsche Kombination von Randtüpfelwirkung und Haberlandt's Typus der ge-

wölbten Innenwand darstellt. Die Epidermiszellen besitzen dicke, plankonkave Außenwände, die stark lichtbrechend sind. Die Innenwände sind entweder in Form einer abgestumpften Pyramide oder bogig vorgewölbt.[1] Die Seitenwände sind deutlich gewellt und schief (Fig. 20, Taf. II).

Randtüpfel treten nur in den Buchten auf als am Ende etwas kolbig erweiterte Kanäle. Ihr Neigungswinkel beträgt etwa 45°.

Bei senkrechtem Licht erzeugen sie sichelförmige Schatten in den Buchten (Fig. 21 *a*, Taf. II), die sich bei schrägem Einfalle rasch vergrößern, beziehungsweise auf der Gegenseite kleiner werden und ein wenig von den Radialwänden abrücken (Fig. 21 *b*, Taf. II). In ihrer Mitte sind die Flecke merklich heller. (Oben durch die Tüpfel eindringendes Licht.) Seitlich sind sie durch ziemlich helle Zonen voneinander getrennt. Die Seitenwände sind am Zustandekommen der Bilder wohl auch beteiligt, so daß wir hier ein gleichsinniges Zusammenwirken dreier Einrichtungen vor uns haben: Randtüpfel in den Außenwänden, schräge Radial- und vorgewölbte Innenwände.

II. Blätter mit Randspalten.

Abuta concolor Poepp et Engl. (H. M.).

Die Epidermiszellen haben vollkommen ebene Außen- und Innenwände. Die Radialwände sind nicht auffallend schräg. Randtüpfel oder dergleichen konnte ich beim ersten Durchmustern der Quer- und Längsschnitte nicht entdecken. Es schien also keinerlei Einrichtung zur Lichtperzeption vorhanden zu sein.

Trotzdem stellte ich Haberlandt's Versuch in Wasser an und fand zu meiner Überraschung bei senkrechtem Lichte rings um die Radialwände eine schmale, dunkle Zone. Bei Verschiebung des Spiegels wurde sie auf der Lichtseite breiter, auf der entgegengesetzten verschwand sie. Ich fertigte nun nochmals dünne Querschnitte an und entdeckte beiderseits der

[1] Siehe Haberlandt, Lichtsinnesorgane, p. 46, und Sperlich, Diese Sitzungsberichte, Bd. CXVI, April 1907, p. 715 bis 717.

Radialwände je einen feinen dunklen Strich in der 6 μ dicken Außenwand, der vom Zellumen aus 4 bis 5 μ weit schräg nach oben ging. An besonders dünnen Stellen konnte ich mich mit starken Vergrößerungen überzeugen, daß die Striche Längsschnitte durch feine Spalten sind, die knapp an den Radialwänden rings um die Zelle verlaufen [1] (Fig. 22, Taf. II). Auch an Oberflächenschnitten konnte ich die Spalten jetzt als rötliche Linien die Radialwände begleiten sehen. Auch konnte man beim optischen Versuche deutlich die Beziehung der Spalten zu den dunklen Zonen wahrnehmen.

Ich stellte eine sorgfältige Zeichnung einer Epidermiszelle her, vergrößerte und schematisierte sie dann. Die Radialwand wurde dabei senkrecht angenommen, obwohl sie in der Regel etwas schräg ist. An dieser etwa 8000fach vergrößerten Zelle wurden die Konstruktionen Fig. 44 und 45, Taf. VI, durchgeführt.

Als Brechungsexponenten wurden wieder dieselben Zahlen wie bei *Banisteria* angenommen. Zu hoch sind sie sicher nicht gegriffen, da die Wand stets hell aufschimmert.[2] Die volleren Linien kennzeichnen wieder die total reflektierten Strahlen.

Konstruktion 44 gibt den Strahlengang bei senkrechtem Lichteinfalle wieder; und zwar wurde die Konstruktion nur an der rechten Hälfte der Radialwand und der ihr anliegenden Randspalte durchgeführt. An der linken Seite wurde die Figur ohne Konstruktion ergänzt. Die Strahlen 4, 6 und 5 dringen, ohne eine Brechung zu erleiden, bis zur Innenwand und erreichen sie in den Punkten *b, o* und *b'*. Alle Strahlen rechts von 4 und links von 5 dringen ebenfalls ungebrochen ein, so daß also die Innenwände rechts von *b* und links von *b'* gleichmäßig hell beleuchtet sein werden. Anders verhält es sich mit

---

[1] Vergl. Krafft, Blattstruktur der Menispermaceen, Stuttgart 1907, p. 59. Seine Angabe, daß die Außenwände mit Randtüpfeln versehen sind, ist richtigzustellen.

[2] Es wäre allerdings möglich, daß der Brechungsexponent des Zellsaftes im lebenden Zustande der Zellen ein größerer ist, da ich das Herbarmaterial stark gebräunt fand, vermutlich durch Gerbstoffe. Da ich aber den Exponenten der Zellwand sicher etwas zu minder annahm, dürften sich die beiden Fehler aufheben.

den Strahlen zwischen 6 und 4, die auf die obere Spaltwand *cp* treffen. 1 erreicht sie bei *c*, wird etwas gebrochen, tritt aus der Radialwand bei *d* aus, tritt bei *e* abermals in dieselbe ein. Nach abermaliger Brechung bei *f* erreicht er die Innenwand der Zelle *A* bei *g*. Der zweite Strahl wird bei *h* schon stärker als 1 gebrochen, da er einen größeren Einfallswinkel besitzt. Bei *i* kommt er an die Grenze zwischen Radialwand und Zellsaft, wird infolge seines großen Einfallswinkels total reflektiert nach *k* und kommt schließlich ebenfalls in die Nachbarzelle nach *l*. Das Strahlenbündel 1 bis 2 dringt also nach mehrfacher Brechung und Reflexion in die Nachbarzelle, wird aber dort auf eine so große Fläche *g*—*l* zerstreut, daß ein Effekt nicht sichtbar ist. Strahl 3 fällt bei *m* unter einem größeren als dem Grenzwinkel auf die Spaltwand. Es erfolgt totale Reflexion, wodurch 3 die Innenwand von *B* in *n* erreicht. Die Strahlen zwischen 2 und 3 werden sich also zu einem Teile wie 2, zum anderen wie Strahl 3 verhalten. Das Wandstück *a b* erreicht keiner. Ebenso wie 3 verhält sich auch das Lichtbündel, das auf *m p* trifft. Es wird total reflektiert. Es bleibt also zu beiden Seiten der Radialwand ein schmaler Streifen *a b*, *a' b'* völlig unbeleuchtet. Streng genommen ist allerdings nur ein Streifen *a' g* ohne Licht. Auf *g b'* können aber nur so wenige Strahlen entfallen, daß sie, wie schon früher erwähnt, sicher nicht zur sichtbaren Geltung kommen.

Diese Konstruktion gilt nun gleichmäßig für jeden beliebigen Querschnitt durch die *Abuta*-Epidermis, da ja die Spalten gleichmäßig um die ganze Zelle gehen. Das Konstruktionsergebnis lautet daher: Es muß auf den Epidermisinnenwänden bei senkrechtem Lichteinfalle ein kontinuierlicher, dunkler Streifen unmittelbar an den Radialwänden auftreten. Seine Breite soll, wie sich aus der Konstruktion leicht berechnen läßt (8 *mm* entsprechen 1 μ), 1·7 μ betragen. Genaue Messungen ergeben eine 1 bis 3 μ breite Randzone bei senkrechtem Lichte. Die Konstruktion stimmt also in befriedigender Weise mit den wirklichen Verhältnissen überein. Theoretisch müßte die Zone *a' g* allerdings vollkommen schwarz sein. In Wirklichkeit gelangt immer eine gewisse Lichtmenge durch die mannigfachen Reflexionen im Blatte hin.

Aus Konstruktion 45 ersieht man gleich die Änderungen in der Beleuchtung bei linksschrägem Lichte. Der Einfallswinkel beträgt 30°.[1]

Die unbeleuchtete Zone *a b* in Zelle *B* ist 47 *mm* breit geworden und von der Radialwand abgerückt, in *A* ist die dunkle Zone verschwunden. Wie kommt dieses Bild zustande? Die Strahlen links von 1 werden durch die planparallele Außenwand gleichmäßig gebrochen und erreichen in gleichen Abständen die ebene Innenwand von *A*, so daß diese ganz gleichmäßig bis *a'* beleuchtet ist. Das Lichtbündel 1—2 trifft auf die Radialwand und gelangt nach gleichmäßiger Brechung in derselben zum Teil in die Zelle *B*. Das Wandstück *g h* ist also hell. 3 wird durch den konvexen Teil der Radialwand nach *i* abgelenkt. Das Bündel 2 bis 3 wird also auf die verhältnismäßig große Strecke *h i* zerstreut. Die Strahlen 3 bis 4 erleiden ebenfalls starke Brechung und Zerstreuung. Durch das nächste Bündel 4 bis 5, das schon auf die Spaltwand von *A* fällt, wird die Strecke *k l* schwach beleuchtet. Die Strahlen 5 bis 7 werden in *l a* konzentriert. Alle weiteren Strahlen bis zum zehnten werden entweder an der Grenze zwischen Cuticularleiste und Zellsaft oder an der Randspalte *c d* total reflektiert. Es wurden nur zwei solche Strahlen, 8 und 9, eingezeichnet. Also erst 10 kann wieder die Innenwand erreichen, und zwar weit von der Radialwand in *b*. Alle weiteren Strahlen beleuchten die Innenwand von *B* ganz gleichmäßig. Als Resultat ergeben sich also folgende Beleuchtungsverhältnisse auf dem plasmatischen Belag der Innenwand von *B*, oder allgemeiner, neben der dem Lichte zugekehrten Radialwand.

Zunächst derselben findet sich eine in der Konstruktion 20 *mm* breite, helle Zone *g a*, die besonders intensiv im Teil *l a* leuchtet. Danach folgt eine (in der Konstruktion) 47 *mm* breite, dunkle Zone *a b*, die durch einige sie treffende Strahlen *(i)* nicht beeinträchtigt wird. Die übrige Wand ist mehr minder gleichmäßig hell beleuchtet bis zur nächsten Radialwand.

[1] Auf größere Einfallswinkel wird die Epidermis wohl nie zu reagieren haben. Nach Haberlandt, Sinnesorgane, p. 11, erfolgt ja die grobe Einstellung der Blätter durch den positiv heliotropischen Blattstiel, während die Lamina nur die feinere Einstellung besorgt.

In Wirklichkeit lassen sich zwar genau dieselben Zonen unterscheiden, die helle Randzone ist aber noch schmäler und stellenweise überhaupt nicht vorhanden. Nach der Konstruktion müßte sie 2·3 μ, die dunkle Zone 6 μ betragen, während Messungen einen höchstens 0·5 bis 1 μ breiten, hellen Saum wahrnehmen lassen. Die dunkle Zone mißt allerdings 6 bis 8 μ in der Breite. Es muß also irgendeine, in der Konstruktion nicht berücksichtigte Eigentümlichkeit im Zellbau das Entstehen eines hellen Randes einschränken oder verhindern. Zwei Umstände kämen da in Betracht. Entweder ist der Brechungsexponent der Wände höher oder aber es sind die Cuticularleisten stärker konvex als ich angenommen habe. In beiden Fällen wird ga kürzer. Eine solche Epidermiszelle mit ihrer winzigen, gleichsam spiegelnden Randspalte erzeugt also vollkommen ähnliche Bilder, wie eine papillöse Epidermiszelle; allerdings sind die Lichtkontraste geringer, dafür ist die Zelle von der Benetzung des Blattes unabhängig. Auch in Wasser gelingt der optische Versuch ausgezeichnet.

Die Epidermis der Blattunterseite besitzt ebenfalls Randspalten; sie gehen aber selten rings um die Zellen, auch sind sie oft so steil orientiert, daß ihre Reflexionswirkung verloren geht. Gesetzmäßige Verteilung des Lichtes ist daher nicht möglich.

Hyperbaena laurifolia Urban (H. M.).

H. laurifolia ist ein ausgezeichneter Vertreter des Randspaltentypus. Die anatomische Untersuchung zeigt 26 bis 30 μ hohe Epidermiszellen. Die stark lichtbrechende Außenwand ist etwa 12 μ dick und vollkommen eben. Wir unterscheiden eine derbe Cuticula, die mit den die Hauptmasse ausmachenden Cuticularschichten ganz fein verzähnelt ist. Zu innerst sind die Wände mit einem feinen Zellulosehäutchen ausgekleidet. Auch die Innenwände sind eben oder nur ganz unbedeutend konvex. Die Radialwände sind dünn, gegen die Außenwand zu werden sie gleichmäßig dicker. Die Cuticularschichten senden nur ganz kurze Leisten in die Seitenwände (Fig. 23 und 25, Taf. II). Sowohl der äußere als der innere Ansatz der Wände ist nahezu geradlinig, so daß die Zellen von oben polygonal erscheinen (Fig. 24, Taf. II).

An dünnen Schnitten beobachtet man wieder ganz deutliche Randspalten.[1] Sie münden in das Zellumen 2 μ von den Radialwänden und laufen schräg nach oben und außen bis zur Cuticula (Fig. 23 und 25, Taf. II). Im Querschnitte steigen sie in einem 9 bis 11 μ langen Bogen derart an, daß sich ein steiler unterer Teil deutlich von einem schrägeren oberen abgrenzt.

Der steilere macht die Hälfte bis zwei Drittel der ganzen Spalte aus und ist gegen die Außenwand unter 70 bis 85° geneigt (α in Fig. 25, Taf. II), der andere Teil schließt mit ihr einen Winkel von etwa 45° ein (β in Fig. 25, Taf. II). Der Abstand der Spaltmündungen voneinander beträgt 3 bis 5 μ. Nur an ganz dünnen Schnitten kann man sich überzeugen, daß man es wirklich mit Spalten zu tun hat, die vom Zellumen ausgehen. Sie sind aber auch an etwas dickeren Schnitten bei jeder Einstellung sichtbar, gehen also rings um die Zellen herum. An Oberflächenschnitten bilden sie feine rötliche Linien. Der Zellinhalt erscheint ungebräunt. Gerbstoffe oder andere Substanzen, die das Lichtbrechungsvermögen wesentlich ändern könnten, dürften also in der lebenden Zelle nicht vorhanden sein.

Sehr schön gelingt der optische Versuch. Bei senkrechtem Lichteinfall erblickt man eine gleichmäßig dunkle, etwa 3 μ breite Randzone (Fig. 26 *a*, Taf. II). Bei der geringsten Spiegelverschiebung verbreitert, beziehungsweise verschmälert sich die Randzone. Bei einer gewissen Stellung des Spiegels endlich ist sie auf der der Lichtquelle abgekehrten Seite ganz verschwunden; auf der entgegengesetzten ist sie nun 6 bis 8 μ breit und sehr dunkel geworden (Fig. 26 *b*, Taf. II). Man trifft Zellen, in denen die dunkle Zone beinahe bis zur Zellmitte reicht. Bei stärkerer Verschiebung des Spiegels tritt neben der Radialwand vor der dunklen Zone noch eine schmale, etwas hellere auf, die sich mit verschiebt. Die physikalische Erklärung der Erscheinung ist wohl dieselbe wie für *Abuta concolor*, so daß von einer Konstruktion Abstand genommen wurde. Die tiefe, enge Spalte stellt eben einen sehr wirksamen Reflektor dar; streng genommen allerdings nur die obere Spaltwand.

---

[1] Vergleiche Krafft, Blattstruktur der Menisp., p. 83, der auch bei *H. laurifolia* undeutliche Randtüpfel beschreibt.

Die untere Epidermis hat keine Randspalten, dafür treten in ihr Randtüpfel in der nur 3 μ dicken Außenwand auf. Die Radialwände sind stark gewellt. Die Tüpfel treten aber nicht in allen Zellen auf. Den Nebenzellen der dichtgedrängten Spaltöffnungen fehlen sie zumeist. Ihre optische Wirksamkeit ist nicht bedeutend. Bei senkrechtem Einfalle sind die dunklen Flecke etwa 2 bis 3 μ breit, bei schrägem 3 bis 4 μ. Also eine recht unbedeutende Verschiebung.

Anamospermum reticulatum Eichl. ♂ (H. M.).

Die Epidermiszellen von *A. reticulatum* sind von streng tafelförmiger Gestalt. Die Radialwände der 16 bis 20 μ hohen Zellen sind in ihrem unteren Teile recht zart, oben besitzen sie 3 bis 4 μ dicke Cuticularleisten. In der Oberfläche zeigen sie sich gewellt. Unmittelbar neben ihnen treten in den Außenwänden, die stark lichtbrechend und gegen 9 μ dick sind, die Randspalten auf.[1] Sie sind wieder schräg, 6 bis 8·5 μ lang, erreichen aber nie die Cuticula (Fig. 27, Taf. II, Fig. 29, Taf. III). Sie erweitern sich gegen das Zellumen zu auf 1·5 bis 2 μ, so daß die anschließenden Außenwandstücke im Querschnitte konvex gerundet erscheinen (Fig. 29, Taf. III). Die Bauverhältnisse sind hier also ganz ähnliche wie bei *Banisteria splendens*, bei der ja auch schon längere Spalten auftreten. Bei *Anamosp. reticulatum* begleiten sie aber die Seitenwände ringsum, wie man an Flächenschnitten wahrnimmt (Fig. 28, Taf. II).

Die optische Wirksamkeit ist wieder sehr vollkommen. Bei senkrechtem Lichte kann man eine schmale, dunkle Randzone (Fig 30 *a*, Taf. III), bei schrägem eine einseitige, breitere Zone beobachten (Fig. 30 *b*, Taf. III). Besonders in den Buchten der welligen Radialwände werden die Bänder breit und dunkel.

Als Konstruktionen können ganz gut die für *Banisteria splendens* durchgeführten gelten.

In der unteren Epidermis finden sich sowohl Randtüpfel als auch kurze Randspalten. Nur selten geht eine Spalte rings

[1] Krafft hat die feinen Spalten übersehen.

um die Zelle. Nur in wenigen Zellen läßt sich aber eine deutliche Reflexionswirkung beobachten.

Limacia velutina Miers. (H. M.).

Als letztes, minder vollkommen gebautes Beispiel will ich *L. velutina* beschreiben. Bei dieser Pflanze gehen die Spalten nicht mehr rings um die Zellwand; sie treten vielmehr wieder hauptsächlich in den Buchten der gewellten Radialwände auf.[1] Von oben gesehen sind sie 6 bis 12 μ lang. Im Querschnitte zeigen sie die in Fig. 31, Taf. III, wiedergegebene Form. Auch hier wieder die große Ähnlichkeit mit *Bau. splendens*. Der Spalt geht meist 4 bis 5 μ weit in die 7 bis 8 μ dicke Außenwand hinein und ist etwa 1 bis 1·5 μ breit. Die Radialwände sind unter den Spalten stark konvex, in ihrem unteren Teil aber nur 1 bis 2 μ dick. Da die Zellen nun sehr hoch sind, zeigten sie sich an dem mir zur Verfügung stehenden Blatte stark kollabiert. In diesem Zustande waren sie noch 25 μ hoch, 36 bis 38 μ lang und 20 bis 32 μ breit.

Die optische Wirksamkeit ließ sich leider infolge der schlechten Konservierung nicht ordentlich kontrollieren. Nicht in allen Zellen sieht man die charakteristischen Bilder auftreten. Die Funktion der Spalten bei *Limacia* steht aber nach dem vorhin Gesagten außer Zweifel.

In der unteren Epidermis gehen Spalten meist ganz um die Zellen herum, besitzen auch eine ähnliche Form. Beim optischen Versuche lassen sich ganz deutliche Bilder beobachten.

III. Schräge Radialwände.

Bei einer ganzen Anzahl der bisher beschriebenen Pflanzen habe ich auf den wichtigen Anteil der Radialwände beim Zustandekommen der Reflexionsbilder hingewiesen. Sie wirken einerseits durch ihre besondere Form, andrerseits durch schräge Orientierung im selben Sinne wie Randtüpfel und -spalten.

So war es denn nicht von vornherein unwahrscheinlich, daß es Pflanzen gibt, bei denen die Perzeption der Lichtrichtung

---

[1] Krafft hat die Spalten als undeutliche Randtüpfel beschrieben.

durch die Radialwände allein zustande kommt. Es gelang mir in der Tat, solche Pflanzen aufzufinden.

Hoya carnosa R. Br.

Die fleischigen Blätter haben eine glänzende, glatte Epidermis. Immer sind sie sehr schön in die fixe Lichtlage eingestellt. Querschnitte zeigen, daß die Epidermis mit stark vorgewölbten Innenwänden versehen ist. Die Außenwände sind dick, stark lichtbrechend und eben oder nur ganz unbedeutend konvex (Fig. 32, 33, Taf. III). Randtüpfel oder Randspalten treten nicht auf. Trotzdem stellte ich den optischen Versuch an und erblickte sofort wieder die charakteristische Lichtverteilung.

Bei senkrechtem Einfalle nur ein schmaler, etwas dunklerer Saum rings um die hellere Mitte.

Verschiebt man den Spiegel aber, so rückt gleich von der Lichtseite her ein breiter, viel dunklerer Streifen vor, die Gegenseite wird hell (Fig. 35, Taf. III). Die Unterschiede sind allerdings weitaus nicht so auffallend, wie etwa bei *Hyperbaena laurifolia*, aber sie sind vorhanden und deutlich wahrnehmbar. Besonders fällt die starke Verschiebung der dunklen Zone auf, die oft über die Zellmitte hinausrückt.

Um für die physikalische Erklärung Anhaltspunkte zu gewinnen, unterzog ich die Epidermis nochmals einer genauen Untersuchung, wobei ich mein Hauptaugenmerk aus den vorhin erwähnten Gründen auf die Radialwände lenkte.

Diese sind nun nicht, wie in so vielen anderen Blättern, streng senkrecht auf Außen- und Innenwände orientiert, sondern in verschiedenem Maße schräg, bald stark, bald kaum merklich, bald rechts, dann wieder nach links (Fig. 32, 33, Taf. III). Auch senkrechte Wände sind nicht eben selten, zeigen dann aber ebenfalls einen besonderen Bau, indem die beiden Flächen der keilförmigen Wand in ihrem breitesten Teile nicht genau dieselbe Neigung haben (Fig. 34 *a*, Taf. III). Damit wird, wie später gezeigt werden soll, ganz dieselbe Wirkung erreicht, als wenn die ganze Wand schief wäre. Nun ist aber eine Radialwand nicht etwa in ihrer Gänze z. B. linksschief. Sie besitzt eine abwechselnde Neigung.

Stellt man auf eine geeignete Radialwand in nicht zu dünnen Querschnitten zuerst ganz hoch ein (Fig. 34 *a,* Taf. III), so findet man z. B. die rechtsseitige Wandfläche schräger als die linksseitige, die ganze Wand also links-schief. Senkt man den Tubus allmählich, so sieht man, wie sich die verschiedenen Neigungen der Flächen allmählich ausgleichen, bis die Wand ganz senkrecht und symmetrisch erscheint (Fig. 34 *b,* Taf. III). Dreht man nun die Schraube noch weiter, so wird die Wand allmählich rechts-schief (Fig. 34 *c,* Taf. III). Da die Radialwände, von der Oberfläche gesehen, ganz geradlinig erscheinen, so kann die Schiefstellung nur dadurch zustande kommen, daß der äußere Ansatz der Radialwände, also der verdickte Teil, nicht überall gleich breit ist, sondern bald von links, bald von rechts her (Fig. 34 *c,* Taf. III) ein wenig verschmälert ist. Oft ist der untere Teil der Radialwand gegen eine Zelle vorgewölbt, so daß die ganze Wand bogig und in ihrem oberen Teile schräg wird, ohne daß ihre Ansatzlinien sich verändern müssen. Diese Bilder sind oft so auffallend, daß man meinen könnte, man habe es mit künstlich durch die Präparierung erzeugten Bildungen zu tun. Es könnte eine turgeszente Zelle zwischen angeschnittene, turgorlose eingebettet sein. Da dann der Gegendruck der Nachbarzellen fehlt, würde sie sich abzurunden streben und die Radialwände bogig gegen die Nachbarzellen vorwölben müssen. Das ist aber sicher nicht der Fall; denn erstens findet man die schrägen Wände auch an ganz dünnen Schnitten, in denen sicher alle Zellen angeschnitten sind, zweitens ist oft eine solche Zelle rechts stark gegen die Nachbarzelle gewölbt, während ihre linke Wand gegen das eigene Lumen vorsteht. Wäre die Zelle turgeszent, so müßten beide Wände nach außen gewölbt sein; drittens aber richten sich die Wände auch in Alkohol, Glyzerin und Kalisalpeterlösung nicht gerade. Die Schrägstellung ist also eine vollkommen natürliche.

Eine Zelle wurde nun bei starker Vergrößerung gezeichnet und schematisiert. Ich wählte dabei die häufige Form einer rechtsschiefen Radialwand, die zwischen den zu beobachtenden Extremen die Mitte einhält. Die Außenwand dürfte etwas zu konvex geraten sein. Die Innenwände sind zwar

meist wie in Fig. 32, Taf. III, vorgewölbt, die einzelnen Wandstücke sind dann aber doch gerundet (Fig. 34, Taf. III).

Konstruktion Fig. 43, Taf. V, stellt also den Strahlengang an einer 2500fach vergrößerten Radialwand mit den Außen- und Innenwänden der Zellen *A* und *B* dar. Eigentlich hätte ich eine große Anzahl von Konstruktionen für jede Form und Neigung der Wände bei verschiedenem Lichteinfalle durchführen müssen, um die optischen Verhältnisse ganz klar zu legen. Ich begnüge mich damit, zu beweisen, daß die dunklen Zonen hauptsächlich durch Form und Richtung der Radialwände bedingt sind und dazu reicht die Konstruktion an der rechtsschiefen Wand bei links einfallendem Lichte hin. Als Brechungsexponenten wurden wieder dieselben Zahlen angenommen wie bei den Konstruktionen 40 bis 42.

Die Strahlen 1 bis 3 werden gleichmäßig gebrochen und beleuchten die Innenwand der Zelle *A* von *g* bis *f*. Der Teil des Bündels, der rechts von *e* auf den stärker gewölbten Ansatz der Radialwand trifft, wird auch stärker gebrochen und gelangt zum kleinen Teile durch die Radialwand nach *B*. Strahl 4 wird in *l* total reflektiert. Das gleiche Schicksal erfährt ein Teil der Strahlen zwischen 3 und 4 und das ganze Bündel 4 bis 5. Die Strahlen 5 bis 7 kommen nahezu parallel nach b_1 bis *c*. Von *a* bis b_1 erstreckt sich also eine völlig unbeleuchtete Zone. Nach der Konstruktion könnte man glauben, daß diese unbeleuchtete Zone nur durch die gewölbten Außenwände zustande kommt. Von den zwei Strahlen, die 5 darstellt, wird der eine von der Außenwand von *B* nach *n* gebrochen, der andere trifft die konvexe Außenwand von *A* und kommt nach *m*. Diese Strahlen schließen als Grenzstrahlen zwischen sich eine unbeleuchtete Zone ein. Die Beteiligung der schiefen Wand wäre also beeutungslos. In Wirklichkeit verhält sich die Sache aber anders. An der Epidermiszelle kann man nie einen Punkt *h* wie in der Konstruktion finden, in dem zwei konvexe Wandstücke zusammentreffen. Die Außengrenze ist im Querschnitte vielmehr eine unregelmäßige Wellenlinie. Dem in der Konstruktion angenommenen Punkte *h* entspricht also höchstens der tiefste Punkt des Wellentales. Die angrenzenden Stücke sind daher auf eine kurze Strecke konkav, nicht konvex. Noch häufiger hat

es den Anschein, als ob gerade über den Radialwänden die Außenwand eben sei. Auf keinen Fall kann es aber zu einer solchen Zerteilung des Lichtes kommen wie in der Konstruktion. Ich habe diese eigentlich unrichtige Wandform aber trotzdem beibehalten; einerseits um die Konstruktion nicht zu kompliziert zu machen, andrerseits aber, weil der Effekt auch bei Annahme eines ebenen oder konkaven Wandstückes kein wesentlich anderer ist. Wäre die Wand eben, so würden alle Strahlen, etwa von 3 bis 5 in der Richtung $h\,d$ gebrochen werden. Sie würden also zum Teil auf die Wand $m\,d$, zum anderen auf $e\,f$ unter sehr großen Winkeln fallen, so daß sie total reflektiert werden müßten. Der erste durchdringende Strahl wäre der fünfte, dessen Brechungsgang $h d b_2$ ich voller eingetragen habe. Er gelangt nach b_2, also nur um wenige Millimeter näher der Radialwand, als wenn die Außenwände konvex angenommen werden. $a\,b_2$ ist ebenfalls vollkommen dunkel.

Bei konvexer Außenwand ist also die Zone, wie sich leicht berechnen läßt, 8·8 μ lang, bei ebener Außenwand 6·8 μ. Durch die Vorwölbung der Innenwände wird die dunkle Zone erheblich verlängert. Ich habe mit einer gestrichelten Linie von a aus eine ebene Innenwand eingetragen. $a\,b_3 = 15\,mm$, beziehungsweise 6 μ breit, wäre also die dunkle Zone bei schwach konvexen Außen- und ebenen Innenwänden. Bei ebenen Außen- und Innenwänden wäre sie nur $= a\,b_4 = 10 \cdot 5\,mm$, also 4 μ breit.

In den Epidermiszellen von *Hoya carnosa* sind also drei Bautypen vereinigt. Konvexe Außenwände, konvexe Innenwände und schräge Radialwände. Den Hauptanteil haben allerdings nach dem Vorstehenden die Radialwände, denn durch die Außen- und Innenwände allein kämen keine sichtbaren Lichtdifferenzen zustande.

Der Bau der Radialwände erscheint nun vollkommen verständlich. Es müssen allerdings auch ganz senkrechte Wände von der in Fig 34 *b*, Taf. III, dargestellten Form sowohl bei senkrechtem als auch bei links- oder rechtsschiefem Lichte dunkle Zonen hervorbringen.

Schrägstellung der Wand ist aber bei schrägerem Lichte vorteilhafter. Da aber eine stark rechtsschräge Wand bei

linksschrägem Lichte wirkungslos bleibt und umgekehrt, so besitzt die Pflanze abwechselnd links- und rechtsschräge Wände (vergl. Fig. 34 *a, b, c*). Die schrägen Wände sind aber nicht nur bei einem gewissen Lichteinfalle zur Reflexion befähigt. Es gibt für sie nur eine günstigste und eine weniger günstige Strahlenrichtung. Fig. 34 *a*, Taf. III, gibt ein Wandstück wieder, das sowohl bei Rechts- als auch bei Linkslicht reflektiert. Die günstigste Strahlenrichtung für diese Wandform gibt der Pfeil an. Auch in Fig. 34 *b* kann die Wand bei jedem beliebigen Strahlengemenge reflektieren. Die Richtung des Pfeiles, die senkrechte ist aber am günstigsten. Die Wand Fig. 34 *c* vermag bei rechtsschrägem Lichte noch eine, wenn auch schmale, dunkle Zone zu erzeugen, indem das dünne, linksschiefe Radialwandstück als Reflektor dient.

So wird es verständlich, daß man beim optischen Versuch eine ganz kontinuierliche, nur ungleich breite Zone, nicht aber alternierende dunkle Flecke zu sehen bekommt.

Maranta setosa A. Dietr.

Die Blätter von *M. setosa* stellen sich sehr genau in die fixe Lichtlage ein.

Die obere Epidermis besteht aus flachen, länglichen Zellen mit dicken Wänden. Die Radialwände sind in der Oberfläche stark gewellt. Die Epidermis ist vollkommen unfähig, Helligkeitsdifferenzen zu erzeugen. Der optische Versuch ergibt keinerlei Bilder.

Unter der 6 μ hohen Epidermis findet sich eine Schicht großer Wassergewebszellen, die einen interessanten Bau zeigen. Sie sind etwa 60 μ hoch, 34 μ breit und 62 bis 88 μ lang. Am Querschnitte fällt es sogleich auf, daß die Radialwände selten senkrecht, sondern schief orientiert sind, bald nach rechts, bald nach links (Fig. 36, Taf. III). Einzelne Wände sind bogig gewölbt, so daß ihr Oberteil schräger wird (Fig. 37). Solche Bilder sind aber auch hier nicht künstlich durch das Präparieren erzeugt, wovon man sich durch Plasmolysieren der Schnitte überzeugen kann; auch Zellen, die sicher turgorlos sind, haben gewölbte Wände. Diese sind meist sehr zart im Verhältnis zur Zellgröße. Nur ihr Ansatz an die Epidermis ist

verdickt und von verschiedener Gestalt. Die Wandgrenzen haben immer verschiedene Neigung, ganz ähnlich wie bei *Hoya carnosa*.

Die Innenwände sind gegen die Palisaden stark vorgewölbt. Nach Haberlandt[1] kann also die Lichtperzeption an den inneren Wänden der Wassergewebszellen infolge deren Vorwölbung erfolgen.

Macht man nun mit dem Wassergewebe den optischen Versuch, so erblickt man bei schrägem Einfall eine ganz deutliche, breite, dunkle Randzone, während die Gegenseite wieder hell bleibt (Fig. 38, Taf. III). Die Verschiebung der Lichtintensitäten bei schräger Beleuchtung ist sehr ausgiebig. Die Erscheinung kommt auch hier wieder infolge totaler Reflexion an den Radialwänden, besonders an deren obersten Teilen zustande. Bei der großen Höhe der Zellen bewirkt auch eine kleine reflektierende Fläche eine breite, dunkle Randzone.

Daß die Wände abwechselnd schräg sind, läßt sich besonders gut an Oberflächenschnitten beobachten.

Wenn man zuerst auf den äußeren, dann auf den inneren Ansatz einer Radialwand einstellt, so sieht man, daß der erstere ziemlich geradlinig, der zweite stark gewellt verläuft.

Die Wellen kreuzen mehrfach die gerade Linie (Fig. 39, Taf. III). In jeder Kreuzung steht also die Wand senkrecht. Jedem Wellenberg und -tale entspricht eine extreme Schrägstellung, und zwar dem Tale die entgegengesetzte wie dem Berge. Wir haben es also in den Radialwänden mit typisch windschiefen Flächen zu tun. Von einer Konstruktion des Strahlenganges habe ich wegen der allzu großen Schwierigkeit abgesehen. Es ist ja zweifellos, daß auch hier die totale Reflexion eine Hauptrolle spielt.

IV. Die physiologische Bedeutung der Randtüpfel, Randspalten und der Radialwände.

Es mögen hier noch einige Bemerkungen über die physiologische Bedeutung von Randtüpfeln und Randspalten Platz finden. Ambronn[2] hat versucht, dieselben als funktionslose

---

[1] Lichtsinnesorgane, p. 46.

[2] Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botan., 14. Bd., 1884, p. 82 bis 110, Über Poren in den Außenwänden von Epidermiszellen.

Begleiterscheinungen der Wellung der Radialwände hinzustellen. Er geht von der Annahme aus, daß die Wellung der Wände durch irgend eine Kraft aktiv erfolge; dadurch sollen Druck- und Zugspannungen hervorgerufen werden.

»An den Stellen, wo die Maxima und Minima der Wellenkurve liegen, erfährt die Membran offenbar einen Druck senkrecht zu ihrer Fläche; an den Stellen jedoch, die zwischen den Maxima und Minima liegen, also an den sogenannten Beugungspunkten der Kurve, ist ein derartiger Druck nicht vorhanden.« An diesen Stellen starken Druckes und Zuges lagern sich weniger Mizelle ein als an den Beugungspunkten, wodurch in den Wellentälern, als den Punkten stärksten Zuges, die Randtüpfel entstehen.

Sie sind also nach Ambronn funktionslose Begleiterscheinungen der mechanisch wichtigen Wellung der Radialwände.

Ganz so einfach liegen die Verhältnisse aber doch nicht. Wir wissen viel zu wenig über die Ursachen der Wachstumsvorgänge, um zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die Wellung durch ein Hin- und Herbiegen der Wände zustande kommt; Dickenwachstum ist wohl auch nicht durch Druck- und Zugspannungen allein bedingt. Ferner entziehen sich einige von mir untersuchte Pflanzen der Erklärung Ambronn's vollständig. Bei *Chytranthus Prieureanus* kommen Tüpfel sowohl an den Maxima und Minima als an den Beugungspunkten der Wellenkurve vor. Die Pflanzen mit Randspalten haben meist überhaupt keine gewellten Radialwände *(Abuta concolor, Hyperbaena laurifolia.)*

Eine kausal-mechanische Erklärung dieser Gestaltungsvorgänge zu geben, ist derzeit völlig unmöglich.

In zweiter Linie könnte man an irgend einen Stoffverkehr der Epidermiszellen mit der Außenwelt denken, der durch die Tüpfel ermöglicht wird. Das wird in manchen Fällen allerdings zutreffen. Haberlandt[1] führt als Beispiel die Lianengattung *Salacia* an, bei der die während der Nacht erfolgende starke Wasserausscheidung wahrscheinlich durch die zahlreichen

[1] Physiolog. Pflanzenanatomie, Leipzig 1904, p. 111.

Tüpfel vor sich geht, mit denen die ganze Außenwand der Epidermis versehen ist. Ambronn[1] erwähnt die Stengel und Blattscheiden von *Bambusa* und die Luftknollen einiger Orchideen *(Oncidium, Stanhopea, Lycaste).* Die in der ganzen Außenwand der Epidermiszellen auftretenden Tüpfel sollen hier in den jugendlichen Organen den Stoffverkehr zwischen den Stengeln und den ihnen eng angepreßten Blattscheiden, beziehungsweise zwischen den Knollen und den fest anliegenden Blättern vermitteln. Das sind vereinzelte Fälle, die keine Verallgemeinerung zulassen.

An eine nennenswerte Erhöhung der Transpiration oder des Gaswechsels durch Tüpfel und Spalten ist ebenfalls nicht zu denken. Alle diese Pflanzen weisen ja Spaltöffnungen auf, welche die Regulierung der Transpiration und des Assimilations- und Atmungsgaswechsels in so vollkommener Weise besorgen, daß daneben die Randtüpfel und Randspalten, die ja stets zumindest von der Cuticula überzogen sind, nur eine sehr unbedeutende Rolle spielen könnten.

Somit bliebe noch die Möglichkeit einer Stoffzufuhr in die stets sehr dicken Außenwände zur Zeit ihres Wachstums übrig, die ja durch so tiefe Tüpfel und Spalten gewiß erleichtert werden dürfte. Doch spricht die Art der Verteilung der Randtüpfel und Randspalten nicht zu Gunsten dieser Annahme.

Von all den mitgeteilten Funktionen kann jedenfalls keine Anspruch auf allgemeine Gültigkeit haben. Es bleibt also noch das Für und Wider meiner Ansicht zu erörtern, daß nämlich die Randtüpfel, bei einer großen Zahl von Pflanzen wenigstens, im Dienste der Lichtperzeption stehen.

Haberlandt faßt als das Wesentliche aller Lichtsinnesorgane die Erzeugung gesetzmäßiger Beleuchtungsverhältnisse auf den Innenwänden des Sinnesepithels (Epidermis) auf. Wie ich schon in der Einleitung erwähnte, sind von ihm zwei Einrichtungen beschrieben worden, die solche Beleuchtungsverhältnisse erzeugen: die papillöse Außenwand und die papillöse Innenwand.

---

[1] Über Poren in den Außenwänden von Epidermiszellen, p. 108 bis 109.

Anders gebaute Einrichtungen sind bisher nicht bekannt geworden.

Der eigenartige Bau der Tüpfel und Spalten in den von mir untersuchten Blättern bringt nun auf den Innenwänden der Epidermiszellen vollkommen ähnliche Bilder hervor, wie sie von Haberlandt beschrieben wurden. Ihre Änderung bei veränderter Lichtrichtung ist streng gesetzmäßig. Nach Haberlandt's Theorie sind die Pflanzen also zweifellos durch diese Einrichtungen zur Wahrnehmung der Lichtrichtung befähigt, und zwar nur durch diese Einrichtungen, da alle übrigen der tafelförmigen Epidermis fehlen. Ein experimenteller Nachweis ist allerdings kaum möglich, da sich die Randtüpfel und Spalten nicht außer Tätigkeit setzen lassen.

Ob sie nun etwa spezielle Anpassungen an die Perzeption vorstellen, läßt sich nach meinen Untersuchungen nicht entscheiden. Jedenfalls hat man bei einer Reihe von Pflanzen, die Randtüpfel besitzen, nicht an Lichtperzeption zu denken. Ich nenne die nicht euphotometrischen Gramineen, Juncaceen, Cyperaceen und *Camellia japonica*, bei der der große Gerbstoffgehalt der Epidermiszellen das Lichtbrechungsvermögen des Zellsaftes so stark erhöht, daß totale Reflexion beim Übergang der Strahlen aus der Zellwand nicht erfolgen kann; die Randtüpfel sind unwirksam.

Ferner treten die Randtüpfel auch an der Unterseite der meisten untersuchten Blätter auf; allerdings ist ihr Bau mit wenigen Ausnahmen nicht recht zur totalen Reflexion geeignet.

Die Wellung der Radialwände ist mit Haberlandt und Westermaier[1] als Verzahnungseinrichtung zur Herstellung eines festen gegenseitigen Verbandes der Zellen aufzufassen. Wenn die ganze Wand gewellt ist, wird dadurch bei zarten Radialwänden eine Aussteifung erzielt.

Auch die Radialwände des Wassergewebes von *Maranta setosa* sind gewellt. Die Bedeutung dieser Wellung kann aber nicht in einer Aussteifung der Zellen gesucht werden, da sie viel zu hoch, die Wände aber so dünn sind, daß auch eine

[1] Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems, Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV, I. Heft, 1883.

kräftige Wellung sie nicht widerstandsfähiger machen wird. Die Wände stellen vielmehr windschiefe Flächen dar; ihre abwechselnde Neigung begünstigt die Reflexionstätigkeit zum Zwecke der Lichtperzeption.

Ganz ohne Wellung kommt die Neigung endlich bei *Hoya carnosa* zustande, so daß sich kein plausibler Grund dafür finden läßt, als der von mir angegebene Vorteil bei der Lichtperzeption.

V. Zusammenfassung.

1. Auch jene Epidermiszellen, die vollkommen ebene Innen- und Außenwände besitzen, weisen gewisse Einrichtungen auf, die das Entstehen ungleicher Beleuchtungsverhältnisse auf den Innenwänden und somit die Perzeption der Lichtrichtung ermöglichen.

2. Als physikalisches Prinzip ist die Totalreflexion zu betrachten, beim Übergang der Strahlen aus den optisch dichteren Zellwänden in den optisch dünneren Zellsaft. Daneben spielt auch zweckmäßige Strahlenbrechung eine gewisse Rolle.

3. Die Wände aller untersuchten Epidermen sind dick und stark lichtbrechend. Mitunter wird die Totalreflexion durch Ausbildung einer besonders stark brechenden Innenlamelle befördert, z. B. durch eine Kiesellamelle bei *Banisteria splendens*. Der Zellsaft ist stets klar und durchsichtig, beiläufig vom Brechungsvermögen des Wassers.

4. Als Perzeptionseinrichtungen der planparallelen Epidermis fungieren die windschiefen Radialwände, die Randtüpfel und die Randspalten.

5. Die windschiefen Radialwände kommen zustande entweder durch ungleich starke Wellung des oberen und unteren Wandteiles, *Maranta setosa*, oder durch besondere Gestaltung der Wand bei geradlinigem Ansatz an Außen- und Innenwände.

Das in die Seitenwände dringende Licht wird an der Grenze gegen den Zellsaft teilweise total reflektiert, so daß bei

senkrechtem Lichteinfall in jeder Zelle eine gleichmäßige, dunkle Randzone und ein helles Mittelfeld entsteht. Trifft das Licht unter spitzem Winkel auf eine Zelle, so verbreitert und verdunkelt sich die Randzone an der dem Lichte zugewandten Radialwand bedeutend, die andere Zellseite wird hell beleuchtet.

6. Die Randtüpfel treten rings um die Zelle in den Außenwänden auf. Meist liegen sie in den Buchten der gewellten Radialwände, bei *Chytranthus Prieureanus* auch an den Wellenbergen. Im allgemeinen alternieren sie an den Radialwänden.

Immer sind sie von der Zelle aus schräg nach oben und außen gerichtet.

Ihre Form ist eine sehr wechselnde; bald stellen sie trichterförmige Poren, *Banisteria splendens,* bald runde, glocken- oder kuppelförmige Wölbungen vor; *Aporrhiza paniculata, Pycnarrhena pleniflora.* Bei *Anamospermum japurense* haben sie etwa zylindrige Gestalt, während sie bei *Cocculus laurifolius* kolbig aufgetriebene Kanäle vorstellen.

Bei all diesen Formen wird das auf die Tüpfelwand treffende Licht reflektiert, so daß bei senkrechtem Licht unter jedem Tüpfel auf der Innenwand ein dunkler Fleck entsteht. Bei schrägem Lichte werden die Tüpfel auf der Lichteinfallseite wirksamer, ihre dunklen Flecke also breiter, die entgegengesetzten Tüpfel lassen alles Licht unter geringer Brechung durchtreten, die dunklen Flecke verschwinden.

Der Gesamteffekt ist wieder der eines hellen Mittelfeldes bei senkrechtem Lichte, das sich bei schrägem Strahlengange von der Lichtseite ab verschiebt.

7. Die Randspalten treten entweder unmittelbar neben den Radialwänden, *Abuta concolor,* oder in geringer Entfernung von denselben, *Hyperbaena laurifolia,* in den Außenwänden auf. Sie gehen in ihrer vollkommensten Ausbildung rings um die Zellen und sind im Querschnitt überall vom Lumen aus schräg nach außen und oben gerichtet.

Das sie treffende Licht wird genau ebenso wie von den Tüpfeln reflektiert. Der Unterschied besteht nur darin, daß die Spalten eine zusammenhängende dunkle Zone erzeugen.

Die Ähnlichkeit mit den durch eine papillöse Epidermis erzeugten Bildern ist vollkommen.

8. *Banisteria splendens* nimmt eine Mittelstellung zwischen den Pflanzen mit Randspalten und denen mit Randtüpfeln ein, indem sie sowohl Tüpfel als auch Spalten aufweist.

Limacia velutina besitzt zwar nur Spalten, diese gehen aber nicht mehr rings um die Zellen.

9. Kombinationen der verschiedenen Typen sind nicht selten zu beobachten.

Beispiele: Randtüpfel und schräge Radialwände, *Aporrhiza*; Randtüpfel und gewölbte Innenwände, *Cocculus laurifolius*; schräge Radial- und vorgewölbte Innenwände bei *Hoya carnosa*.

10. Alle von mir beschriebenen Einrichtungen lassen sich durch Benetzung des Blattes nicht außer Tätigkeit setzen.

11. In der Blattepidermis von *Banisteria splendens* treten cystolithenartige Kieselbildungen auf, die mitunter einen deutlichen Stielteil erkennen lassen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Winter 1907/08 im botanischen Institute der Universität Graz durchgeführt. Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. G. Haberlandt sage ich auch an dieser Stelle herzlichsten Dank für alle Anregung und Unterstützung, die mir von ihm erteilt wurde.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Fig. 1. *Banisteria splendens.* Epidermiszelle mit Randtüpfeln im Querschnitte.
» 2. Dieselbe Pflanze. Wie 1. Der Schnitt ist nahe einer Radialwand und parallel zu dieser geführt.
» 3. Dieselbe Pflanze. Gruppe von Epidermiszellen mit Randtüpfeln in der Oberflächenansicht.
» 4. Dieselbe Pflanze. Epidermiszellen mit verkieselten Wandverdickungen in der Oberflächenansicht.
» 5. und 6. Dieselbe Pflanze. Epidermiszellen mit Kieselverdickungen im Querschnitt. In Fig. 6 ist ein deutlicher Stiel sichtbar.
» 7 *a, b, c, d.* Dieselbe Pflanze. Mit konzentrierter Schwefelsäure und 20 bis 30% Chromsäure isolierte Verkieselungen.
» 8. Dieselbe Pflanze. Epidermiszellgruppe. Optischer Versuch bei senkrecht einfallendem Lichte.
» 9. Dieselbe Pflanze. Dieselben Zellen. Optischer Versuch bei schrägem Lichte. Der Pfeil gibt beiläufig die Lichtrichtung an.
» 10. *Hyperbaena domingensis.* Epidermis im Querschnitte. Radialwand, Innen- und Außenwände mit einem Randtüpfel.
» 11. Dieselbe Pflanze. Oberflächenschnitt. Optischer Versuch bei senkrecht einfallendem Licht. Es wurden nur ein kleines Stück einer Radialwand bei ganz hoher Einstellung und die beiderseits anliegenden Flecke eingezeichnet.
» 12. Dieselbe Pflanze. Wie 11 nach Verschiebung des Spiegels.
» 13. *Pycnarrhena pleniflora.* Epidermiszelle im Querschnitte. Die benachbarten Zellen zeigen je einen Randtüpfel.
» 14. *Aporrhiza paniculata.* Epidermis mit Randtüpfeln im Querschnitte.
» 15. Dieselbe Pflanze. Stück eines Querschnittes durch die Außenwand nahe einer Radialwand und parallel zu dieser, zwei Randtüpfel zeigend.

Tafel II.

Fig. 16. Dieselbe Pflanze.
a) Optischer Versuch bei senkrechtem Lichteinfalle. Nur ein Teil einer Radialwand eingetragen.
b) Dasselbe bei schrägem Lichte.
» 17. *Anamospermum japurense.* Epidermiszelle mit zwei Randtüpfeln im Querschnitte.

Fig. 18. Dieselbe Pflanze. Querschnitt parallel einer Radialwand mit fünf Randtüpfeln.

» 19. Dieselbe Pflanze.
a) Optischer Versuch bei senkrechtem,
b) bei schrägem Strahlengange.
Nur ein Stück Radialwand bei hoher Einstellung eingetragen.

» 20. *Cocculus laurifolius.* Obere Epidermis im Querschnitte.

» 21 *a.* Dieselbe Pflanze. Innenwand einer Epidermiszelle beim optischen Versuch. Senkrechte Beleuchtung.

» 21 *b.* Dieselbe Zelle bei schräger Beleuchtung.

» 22. *Abuta concolor.* Querschnitt durch die obere Epidermis. Außenwand- und Radialwandstück mit Randspalten bei sehr starker Vergrößerung.

» 23. *Hyperbaena laurifolia.* Epidermiszellen mit Randspalten im Querschnitte.

» 24. Dieselbe Pflanze. Epidermiszellen in der Oberflächenansicht.

» 25. Dieselbe Pflanze. Randspalte bei starker Vergrößerung.

» 26 *a.* Dieselbe Pflanze. Epidermiszellgruppe beim optischen Versuch; senkrechter Lichteinfall.

» 26 *b.* Dieselbe Zellgruppe bei schrägem Lichte.

» 27. *Anamospermum reticulatum.* Epidermiszelle mit Randspalten im Querschnitte.

» 28. Dieselbe Pflanze. Epidermiszelle von oben.

Tafel III.

Fig. 29. *Anamospermum reticulatum.* Randspalte bei besonders starker Vergrößerung.

» 30 *a.* Dieselbe Pflanze. Optischer Versuch bei senkrechtem Lichteinfalle. Nur eine Radialwand ist eingetragen.

» 30 *b.* Dasselbe bei schräger Beleuchtung.

» 31. *Limacia velutina.* Querschnitt durch die obere Epidermis. Randspalte bei starker Vergrößerung.

» 32 und 33. *Hoya carnosa.* Querschnitt durch die obere Epidermis.

» 34. Dieselbe Pflanze. Eine Radialwand im Querschnitte bei verschiedener Einstellung. *a)* bei hoher, *b)* bei mittlerer, *c)* bei tiefer Einstellung. Alles Nähere im Texte.

» 35. Dieselbe Pflanze. Epidermiszelle beim optischen Versuch. Linksschräge Beleuchtung.

» 36. *Maranta setosa.* Querschnitt durch die Epidermis und das Wassergewebe.

» 37. Dieselbe Pflanze. Dasselbe wie 36. Eine bogig gewölbte Radialwand.

» 38. Dieselbe Pflanze. Innenwände der Wassergewebszellen beim optischen Versuch. Schräge Beleuchtung.

» 39. Dieselbe Pflanze. Wassergewebszelle in der Oberflächenansicht. Die feine Linie stellt den äußeren Ansatz an die Epidermiszellen dar, die kräftige den Anschluß der Radial- an die Innenwände.



Tafel IV.[1]

Fig. 40. *Banisteria splendens.* Konstruktion des Strahlenganges an einem Randtüpfel bei senkrechtem Lichteinfalle.

» 41. Dieselbe Pflanze. Strahlengang am gleichen Tüpfel bei linksschräger Beleuchtung.

Tafel V.[1]

Fig. 42. *Banisteria splendens.* Strahlengang am selben Tüpfel bei schräger Beleuchtung von rechts her.

» 43. *Hoya carnosa.* Konstruktion des Strahlenganges an einer schiefen Radialwand bei unter spitzem Winkel von links einfallendem Lichte.

Tafel VI.[1]

Fig. 44. *Abuta concolor.* Konstruktion des Strahlenganges an den Randspalten bei senkrechtem Lichteinfalle.

» 45. Dasselbe bei linksschrägem Lichteinfalle.

---

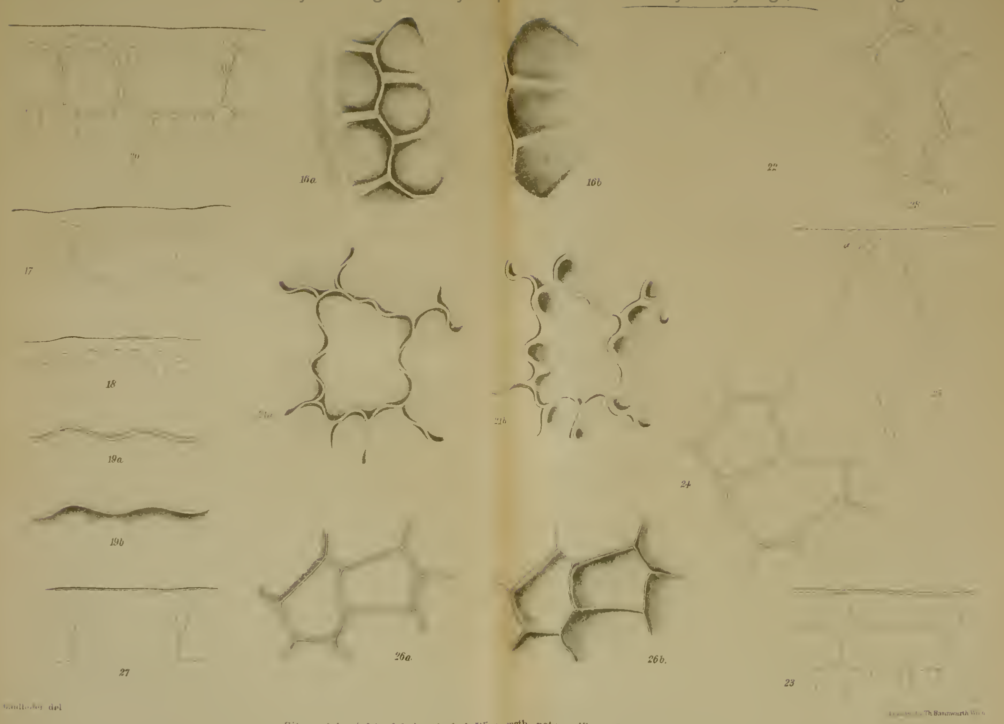
[1] Die genaue Erklärung der Konstruktionen findet sich im Texte.

1. 2. 14. 7a. 7b. 7c. 7d. 4 8. 9. 10. 11. 5 6. 3. 12. 15. 13.

Gaulhofer del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.

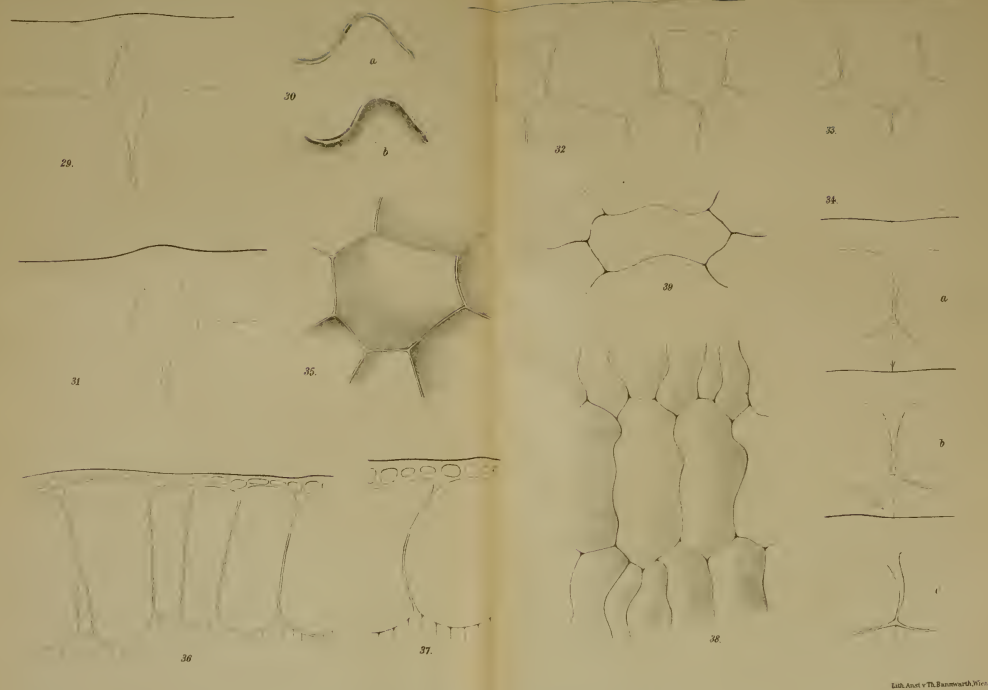




Gaulhofer del.

Th. Bannwarth Wien

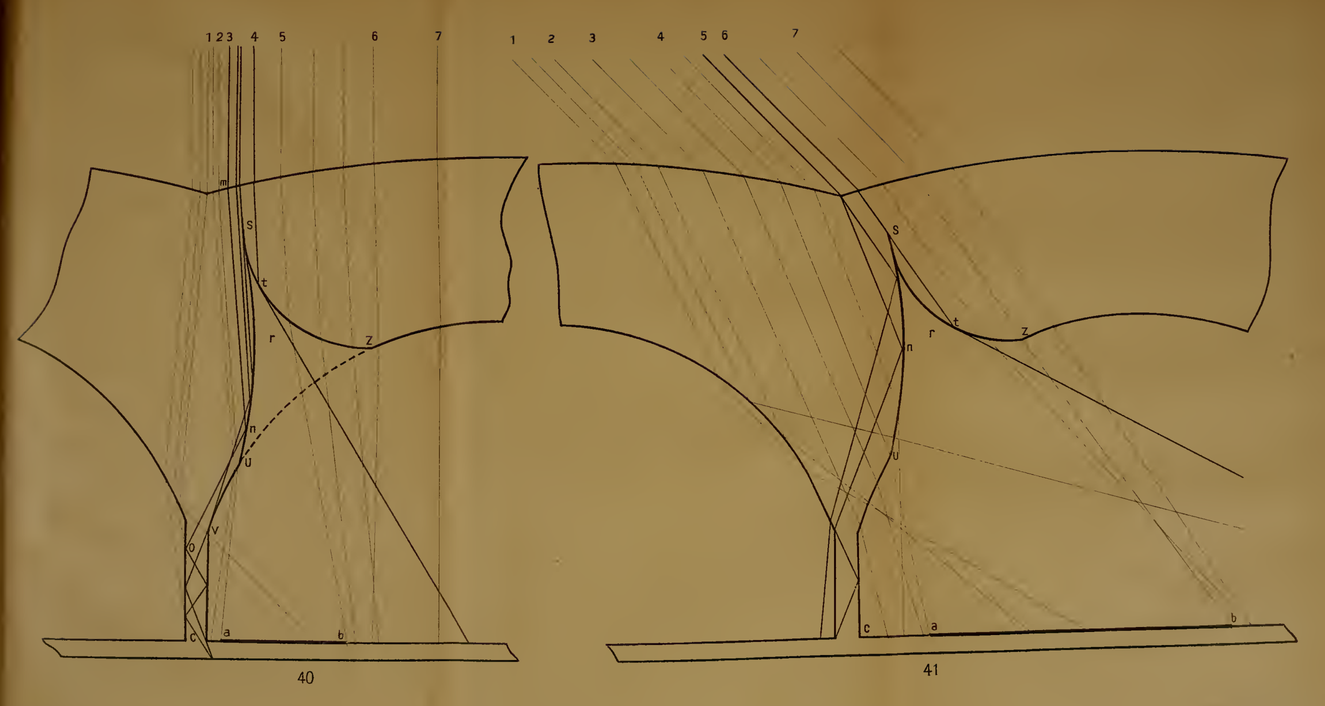




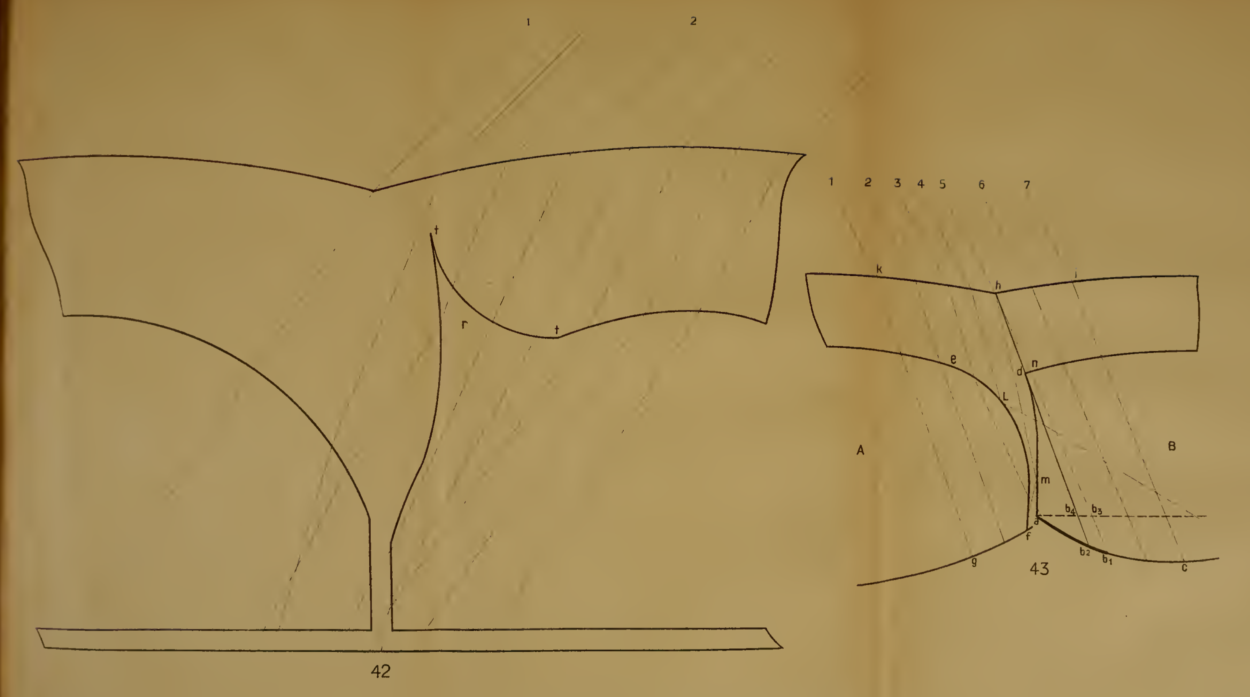
Gaulhofer del

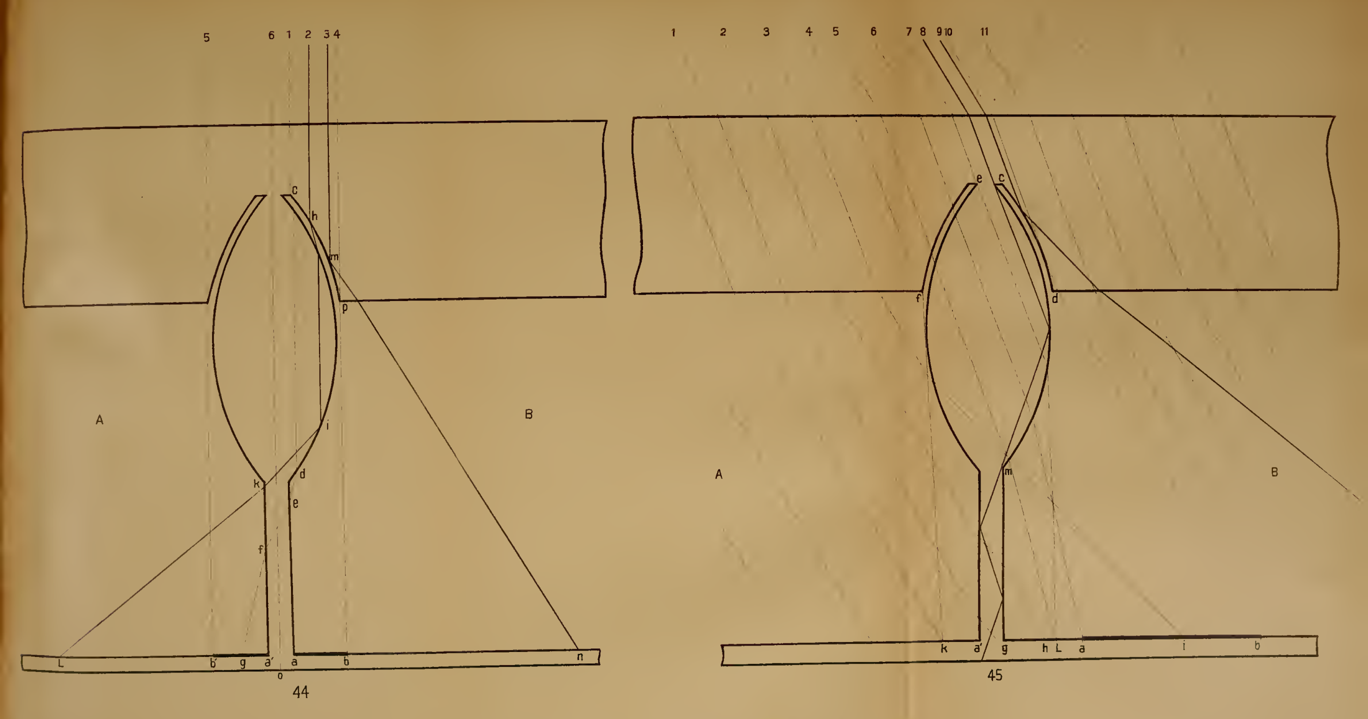
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien




1 2 3 4 5 6 7
m
s
t
r
z
n
u
v
o
c
a
b
40
1 2 3 4 5 6 7
s
t
r
z
n
u
c
a
b
41




1
2
t
r
t
42
1
2
3
4
5
6
7
k
h
i
e
n
d
L
A
B
m
b4
b3
a
f
b2
b1
g
43
c


5
6 1 2 3 4
c
h
m
p
A
B
i
k
d
e
f
L
b'
g
a'
a
b
n
o
44
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11
e
c
f
d
A
m
B
k
a'
g
h
L
a
i
b
45